

Tartu Ülikool
Loodus- ja tehnoloogiateaduskond
Ökoloogia ja Maateaduste Instituut
Taimeökoloogia õppetool

Siim Nettan

Konkurentide vahelise koevolutsiooni roll loopealsete koosluste struktuuri kujunemisel

Magistritöö

Juhendajad: professor Kristjan Zobel

PhD Marina Semtšenko

Tartu 2013

Sisukord

Sisukord.....	2
1. Sissejuhatus.....	3
2. Materjal ja metoodika	8
2.1 Uurimisalad ja uuritavad liigid.....	8
2.2 Poti katse ülesehitus	10
2.3 Mõõtmised.....	13
2.4 Andmeanalüüs	13
3. Tulemused.....	16
3.1. Töötluste mõju taimekooslusele maapealsele produktiivsusele.....	16
3.2. Töötluste mõju taimekoosluse liigirikkusele.....	17
3.3. Töötluste mõju koosluse ühtlusele	18
4. Arutelu	19
5. Kokkuvõte.....	21
Summary	22
Tänu sõnad	24
Kasutatud kirjandus.....	25

1. Sissejuhatus

Fütotsünooside koosseisu moodustumist on viimastel aastakümnetel uuritud peamiselt individualistliku paradigma raames, s.t. Gleasoni (1926) seisukohtadest lähtudes. Fundamentaalse teooria järgi koosnevad taimekooslused individuaalsetest isenditest, mis on antud kasvutingimustele kohastunud ning konkureerivad selle koha ressursside pärast. Erinevad uurimistööd võõrliikide edukuse mehhanismidest (Lortie et al. 2004, Thorpe et al. 2009) vihjavad Gleasoni individualistliku teooria nõrkadele külgedele, nagu näiteks taimeliikide vaheliste interaktsioonide rolli mitteamestamist evolutsioonis.

Tänu taimede sessiilsusele ehk paiksele eluvormile võivad stabiilses koosluses konkurentsed suhted aja jooksul oluliselt muutuda sest kindlad genotüübid puutuvad üksteisega kokku pika aja vältel ja naaberisendite taksonoomiline ning geneetiline identiteet võivad osutuda ökoloogiliseks faktoriks, millele on võimalik kohastuda. R. Turkingtoni tööühm näitas mitme uurimusega pikaajalise kooseksisteerimise olulisust liikidevaheliste suhete kujunemisele (Thorpe et al. 2011). Nad tõstasid võimaluse, et „tasakaalustatud, harmoonilises ja dünaamilises“ koosluses (Turkington 1979, Thorpe et al. 2011) võib konkurentsi tingimustes toimuda taimede koevolutsioneerumine. Katsed erinevate heintaimede ja liblikõielistega näitasid liigi spetsiifilisi interaktsioonide muutusi juba kümne aasta möödudes (Turkington 1979, Aarssen & Turkington 1985). Kooseksisteerimise olulisust on näidanud Martin & Harding (1981) ka üheaastastel kurekaeltel (*Erodium cicutarium* ja *E. obtusifolium*). Leiti, et kooslusekaaslaste seemnetoodang oli suurem, kui koos kasvasid erikoosluste isendid. Sellest tulenevalt võib erineda interaktsioonid n.ö. tuttavate ja võõraste genotüüpide vahel (Thorpe et al. 2011). Parrish & Bazzaz (1976) näitasid kuidas väljakujunenud preeria koosluses kattusid liikide realiseerunud niššid keskkonnagradiendil vähem kui sööti jäätud niidutaimedel, kellel puudus pikaajaline kooseksisteerimine. Samuti on Thorpe et al. (2011) viidanud T.A. Rabotnovi (1981) seisukohale: Rabotnovi homöostaasile, mille järgi invasiivsete taimede looduslikel kasvualadel on allelopaatial pigem neutraalne mõju. See tähendab, et loodusliku kasvukohas on koosluse isenditel tekkinud kohastumine allelopaatilistele ühenditele. Hilisemad uuringud invasiivsete taimede edukuse mehhanismidest on kinnitanud liikide ühise ajaloo tähtsust koosluste kujunemisel (Thorpe et al. 2009). Thorpe et al. (2009), uurides uudse relva hüpoteesi (*novel weapon hypothesis*) leidis et Põhja-Ameerikas monokultuure moodustava *Centaurea maculosa* looduslikus areaalis puudus antud liigil drastiline mõju kooslusele.

Kooseksisteerimise olulisuse puhul võime küsida, kuidas eristatakse kooslusekaaslast võõrast sissetulijast. Nüüdseks on näidatud uurimistöodes, et taimed on võimelised ära tundma naabri identiteeti. Mahall & Callaway (1996) näitasid juurte erinevat morfoloogilist reaktsiooniolenevalt naabri identiteedist. Nende kõrbepeõõsa *Ambrosia dumosa* juured lõpetasid edasi kasvamise kohates võõrast isendit, kuid enda juurtega kokku puutudes jätkasid juured kasvamist. Biedrzycki et al. (2010) näitas kuidas juured on võimelised eristama iseenda, lähisugulase ja võõra liigikaaslase, kasutades fokaalliigina *Arabidopsis thaliana* (harilik müürlook). Praeguseks on näidatud, et naabertaimede ära tundmiseks on vajalik juurte kokkupuude, aga eri isendite identiteedi määramine võib toimuda ka elektriliste signaalide või keemiliste ühendite, näiteks juureeritiste kaudu (Biedrzycki et al. 2010).

Verpoorte et al. (2000) hinnangul on taimedel teada ligikaudu 100 000 sekundaarset metaboliiti, kuid see number on saadud uurides vaid 15% taimedest. Sekundaarseid metaboliite, mida eritatakse juurte kaudu nimetatakse juureeksudaatideks ehk juureeritisteks. Taimed eritavad ka vett, hapniku, ioone ning erinevaid süsinikuühendeid (Bais et al. 2006). Madala molekulmassiga suhkruid, aminohappeid ja fenoole eritatakse passiivselt difusiooni teel. Ioonkanaleid pidi liiguvad karboksülaadid ning vesikulaartranspordi mehhanismi abil suure molekularmassiga ühendid (Bertin et al. 2003). Eksudaadid on peamisteks vahendajateks taimevahelistes interaktsioonides ja nende kasu või kahju pole alati üheselt selge.

Eksudaadid võivad taime kooslusekaaslastele mõjuda negatiivselt ehk allelopaatiliselt (Thorpe et al. 2009). Allelopaatia puhul kasutatakse juureeritisi relvana, mis avaldavad otsest mõju naabertaimedele. See on üks peamisi mehhanisme, mille abil saavad invandid tõrjuda välja teisi liike ja kooslusi üle võtta. Juureeritiste otsene mõju väljendub tema kasvu pärssivas ja seemnete idanemist takistavas võimes. Allelopaatia tuleb ladina keelest „*allelon*“ üksteist ja „*pathos*“ kannatama (Weir et al. 2004). Allelokemikaalid on bioloogilised aktiivsed ained (Bertin et al. 2003), mille aktiivsus sõltub suuresti teiste taimede juureeritistest (Inderjit & Duke 2003). Näiteks *Centaurea maculosa* eritab katehhiini erinevas koguses, olenevalt taimeisendi vanusest. Thorpe et al. (2009) välikatses Montanas taime kõrgus vähenes 43% ja lehtede arv 15% võrreldes kontrolltöötluste taimedega. Rumeenias, looduslikus koosluses ei osutunud ühegi töötlust statistiliselt oluliseks, millest saame järeldada, et *Centaurea maculosa* looduslikus koosluses olid naabertaimed juureeritistega kohastunud.

Samas võivad eksudaadid mõjutada kooslusi kaudselt, näiteks meelitades ligi mullaorganisme, mis on teistele liikidele kahjulikud. Callaway et al. (2004) näitas, et interaktsioon *Centaurea maculosa* ja temale omaste arbuskulaar-mükoriisa seente vahel andis liigile teiste taimedega võrreldes mitmekordse edu. Kaudse kahjuliku efektina võivad invandid ligi meelitada kohalikele liikidele ohtlikke patogeene (Mangla et al. 2008).

Juureeritised võivad osutada kasulikuks naabrite hoiatamisel potentsiaalse stressi eest, kui naabriteks võivad olla fokaaltaime lähisugulased ehk hõimu liikmed (*kin*) või kloonid. Näiteks Falik et al. (2011) demonstreeris sellist võimet *Pisum sativum* var. Dunn (harilik hernes) peal. Uuriti taimede reaktsiooni osmootsele stressile ja selle mõju õhulõhede avatusele (Falik et al. 2011). Ühele isendile tekitati osmootne stress. 15 minutit hiljem antud isendi kaks lähimat naabertaime, kellele ei tekitatud stressi, sulgesid õhulõhesid 39%. Ühe tunni möödudes olid reageerinud ka kõik ülejäänud viis taime. Katsest selgub, et taimed on võimelised tajuma ja edasi andma stressi signaale. Samuti kajastus muutus juurte biomasside erinevuses 14 päeva hiljem. Allokatsioon juurtesse oli vähenenud 35% ja tema lähimal naabril 29%.

Samas arvatakse, et paljud taimed on võimelised ära tundma kooslusekaaslaste identiteeti, kuigi äratundmise mehhanismid on veel teadmata (Mahall & Callaway 1992, Gersani et al. 1998, Gersani et al. 2001, Maina et al 2002, Falik et al. 2003, Holzapfel & Alpert 2003, Falik et al. 2005, Semchenko et al. 2007). Klooni või geneetiliselt lähedase isendi äratundmisel võib osutada kasulikuks reguleerida juurekasvu. Tihedas koosluses (Mahall & Callaway 1992, Falik et al. 2005), kus on väike tõenäosus kohtuda oma sugulasega võib osutada kasulikuks nõ. *kin-selection* (hõimuvalik). Selle puhul on täheldatud lähisugulase suunaliste lateraalsete juurte ja juurekarvade närbumist ning juurekasvu intensiivistumist sugulasest eemale (Falik et al. 2003, Holzapfel & Alpert 2003, Falik et al. 2005). Biedrzycki et al. (2010) üritasid leida tõendeid *Arabidopsis thaliana* (harilik müürlook) võimet identifitseerida iseenda, lähisugulase ja võõra genotüüpi. Selgus taimede võime identifitseerida sugulust. Iseenda ja lähisugulase suhtes oli fokaaltaime juurte pikkus ja külguurte arv väiksem, kui võõra isendi puhul. Vastupidiselt võib isenditel välja kujuneda naabritest hoidumise strateegia. Sellise tulemuseni jõudis Mahall & Callaway (1992). Nende katses näidati kahe kõrbeliigi *Ambrosia dumosa* ja *Larrea tridentata* vahelist üksteisest hoidumist, mille mehhanismiks pakuti mõlema liigi poolt eritatavaid kasvu pärssivaid eksudaate.

Toetudes invariantide edule ning tagasihoidlikule käitumisele looduslikes kooslustes saame oletada, et naaberisendid on kohanenud tugevalt kasvu pärssivaid ühendeid eritavate naabritega (Thorpe et al. 2009). Selle tõttu on näiteks *Centaurea maculosa* looduslikku kasvukohta keerulisem siseneda mõnel teisel invasiivsel liigil. See viitab homöostaasi kasulikusele ühes koosluses. Kui naaberisenditel looduslikes kooslustes tekkis resistentsus toksilistele ühenditele, võib sellest järeldada, et teatud aja möödudes võib saada antud ühend signaaliks üksnes selle taime kohaloleku ja seisundi kohta (Falik et al. 2011). See viitab uuele vaatevinklile uurides taimedevahelisi interaktsioone evolutsiooni mõjutajatena.

Pikaaegne sümmeetriline juurkonkurents ressursside pärast kurnab taimi ning põhjustab tihti peale asjatut ressursside raiskamist. Agressiivse konkureerimise tulemusena jääb järjest vähem ressursse paljunemise jaoks. Antud olukorda kirjeldab ühisvara tragöödia, mis on defineeritud kui individuaalse kasu saamine hetkeni, kus vabad ressurssid lõppevad ning järgnev kahju läheb kõigi osalejate vahel jagamisele (Hardin 1968). Ühisvara tragöödiale on viidatud mitmetes konkurentsikatsetes (Gersani et al. 2001, Maina et al. 2002).

Ühisvara tragöödia puhul võib kokkuvõttes kahju olla suurem, kui kasu. Kui taimed teeksid pideva konkureerimise asemel koostööd, mille korral saaks iga taim keskenduda tähtsale – seksile ja paljunemisele. Kooperatsiooni ja koadaptatsiooni on kirjeldatud taimede ning mullaorganismide, putukate, lindude ja loomade vahel. Samas taimedevahelisi interaktsioone, peale konkurentsi või parasitismi, on võrdlemisi vähem uuritud. Osalt võib selle probleemi põhjus seisneda fundamentaalsete teooriate piiratuses. Näiteks Gleasoni (1926) seisukoht, et kooslused on pelgalt juhusliku levimise tulemus, kus puuduvad omavahelised suhted peale konkurentsi (Thorpe et al. 2011). Teisalt võib selle vähene uuritavus seisneda selles, et juured on maa all ja neid on raskem uurida. Aarssen & Turkingtoni (1985) tõid välja oma katses *Lolium perenne* (karjamaaraihein) ja *Trifolium repensi* (valge ristik) vahelise interaktsiooni. Nende katses pakuti välja liblikõielise ja kõrrelise koevolutsiooni. Koos kasvades näitasid mõlemad taimed paremaid tulemusi. Parem toimetulek oma kodukohas ja naabritega, kellega nad on seda ala jaganud. Selle puhul on vajalik, et taimede vahel toimuks äratundmine. Naaberisendi identifitseerimise mehhanismid ei ole siiani veel teada, kuid on mitmetes katsetes näidatud, et see toimub (Mahall & Callaway 1992, Gersani et al. 1998, Gersani et al. 2001, Maina et al. 2002, Falik et al. 2003, Holzapfel & Alpert 2003, Falik et al. 2005, Semchenko et al. 2007).

Äratundmine ja sellest tulenevalt erinev toimetulek viitavad koevolutsiooni rollile koosluste kujundamisel. Sellest tulenevalt on oluline uurida taimedevahelisi interaktsioone ning üritada leida tõendeid, kas neil võiks olla mõju koevolutsioonile.

Käesoleva töö eesmärgiks on uurida a) kuidas mõjutab pikaajalise ja stabiilse koevolutsiooni toimumine taimedevahelisi interaktsioone; b) teha kindlaks juureeritiste roll taimedevaheliste interaktsioonide vahendajana; c) selgitada mulla mikroorganismide rolli interaktsioonidele. Antud töö uudsus seisneb juureeritiste ja mikroorganismide kaasamine taimedevaheliste interaktsioonidesse ning nende võrdlemises taimepopulatsioonide kaupa. Loodi nõ tehiskooslused, millel liikidel on ühel juhul varasem koevolutsioon ja teisel juhul on koosluses naabriteks lisatud uued isendid, kellele on juureeritised ja mulla mikroorganismid võõrad. Mõõdeti biomassi, liigirikkuse ja ühtluse muutust antud töötluste piires. Vastupidiselt varasematele konkurentsikatsetele, kus fokaal- ja naaberliigi mõju uurimiseks on kasutatud juhusliku päritoluga taimi, on meie katse puhul kaasatud taimedevahelised interaktsioonid, mis on välja kujunenud pikaajalise ja stabiilse koevolutsiooni jooksul. Eeldasime, et juhuslike naabrite ja ühise koevolutsiooniga naabrite omavahelised interaktsioonid on erinevad.

2. Materjal ja metoodika

2.1 Uurimisalad ja uuritavad liigid

Looniidud on harukordsed kasvukohad Eestis. Kõrge liigirikkus on tekkinud erinevate tegurite koosmõjul. Väikesel, ühe 1 m² alal võivad koos kasvada üle 60 liigi (Kull & Zobel 1991). Sarnaste ökoloogiliste tingimustega pärandkooslusi on läbi ajaloo niidetud või karjatatud (Kalamees et al. 2012). Enim uuritud looniidul Laelatul on praktiseeritud 200 aastat stabiilset niitmist (Kull & Zobel 1991). Võime eeldada, et liigiline koosseis ei ole selle aja jooksul muutunud ning isendite vahel on väljakujunenud suhted.

Antud uurimustöö eesmärk oli uurida, kas taimede vahelised interaktsioonid sõltuvad varasemast koosseksisteerimisest. Selleks sai valitud kolm üksteisele ökoloogiliselt sarnast ala Eestis, mis kõik on nn. *Avenetum*'i tüüpi loopealsed. Ridala loopealne asub Kagu-Saaremaal (58°26'13"N 23°4'13"E), Limu loopealne asub Põhja-Eestis (59°21'16"N 24°58'59"E) ja Uisu loopealne Lääne-Eestis (58°38'32"N 23°30'56"E). Nende omavaheline kaugus oli linnulennult 35-150 kilomeetrit. Fokaallikideks valiti *Avenetum* tüüpi looniitudele iseloomulikud taimeliigid, mida leidis kõigis kolmes koosluses ning, mille seemnete idanevus oli piisav potikatses rajamiseks. Seemned korjati kolmelt looniidult Eestist aastatel 2010-2012.

Campanula rotundifolia L. – ümaralehine kellukas

Ümaralehine kellukas on 10-40 cm kõrgune mitmeaastane rohttaim (*Campanulaceae*). Alumised lehed on ümarad, südaja alusega, mis võivad õitsemiseajaks ära kuivada. Ülemised lehed on rootsuta lineaalsed või lineaalsüstjad. Õied on helesinised 5-hõlmalise krooniga ja putuktolmlejad. Ümaralehisel kellukal esineb autogaamiat, kuid paljunevad ka vegetatiivselt (Alsos et al. 2003). Seemned on anemohoorsed. Kasvab kuivades männikutes, liivastel niitudel, loodudel ja teeservades (Leht et al. 2007).

Carex flacca Schreb. – vesihaljas tarn

Vesihaljas tarn on lõikheinaliste (*Cyperaceae*) sugukonda kuuluv 20-50 cm kõrgune hõredate kogumikena kasvav taim. Lehed 2,5-6 mm laiad ja kahekurrulised. On tuultolmleja, 1-5 cm pikkuste 2-3 isas- ja emaspähikuga. Peale seemnepaljunevise levib ka jõudsalt risoomi abil. Kasvab loodudel, lubjarikastel niitudel ja puisniitudel (Leht et al. 2007).

Festuca ovina L. – lamba-aruhein

Lamba-aruhein on kõrreliste (*Poaceae*) sugukonda kuuluv 20-60 cm kõrgune, niitjate ja karedate lehtedega taim. Pööris on 3-7 cm pikkune. Lillakaid õisi on 3-6, mis on 4-7 mm pikkuste pähikutega. Levinud kuivematel niitudel, männi- ja segametsas (Leht et al. 2007).

Galium verum L. – hobumadar

Hobumadar on 20-60 cm kõrgune taim madaraliste (*Rubiaceae*) sugukonna esindaja. Lineaalsete lehtede ja kollaste, tihedate õisikutega rohttaim. On kuivade kasvukohtade liik sagedasem Lääne- ja Põhja-Eestis (Leht et al. 2007).

Hypericum perforatum L. – liht-naistepuna

Liht-naistepuna (*Hypericaceae*) on 30-70 cm kõrgune rohttaim, vars kahe pikikandiga ja näärmetäppidega, lehed asetsevad vastakuti. Esineb homogaamsust ja levib nii seemnete kui ka vegetatiivselt (BiolFlor). Eestis levikult tavaline, eelistab kuivi niite, tee- ja põlluservi (Leht et al. 2007).

Inula salicina L. – pajuvaak

Pajuvaak on kuni 70 cm kõrgune taim, mis kuulub korvõieliste (*Asteraceae*) sugukonda. Lääkivate, võrkroodsete ja jäikade lehtedega ning enamuses paljaste vartega rohttaim. On putuktolmleja ja paljuneb nii seemnetega kui ka vegetatiivselt (BiolFlor). Levinud niitudel, loodudel ja metsaservades (Leht et al. 2007).

Leontodon hispidus L. – kare seanupp

Kare seanupp on kuni 40 cm kõrgune korvõieliste (*Asteraceae*) sugukonda kuuluv sulghõlmiste kodarikulehtedega taim. Hermafrodiitsete õitega, putuktolmleja ning paljuneb nii seemnetega kui ka risoomiga (BiolFlor). Levinud kuivadel lubjarikastel niitudel ja metsaservadel (Leht et al. 2007).

Pilosella officinarum F.W. Schultz et Sch. Bip. – harilik karutubakas

Harilik karutubakas on kuni 40 cm kõrgune taim korvõieliste (*Asteraceae*) sugukonnast. Kõik taimeosad on kaetud rohkete liht- ja näärmekarvadega. Moodustavad flagelle, mis on maapealsed võsunditaolised moodustised ning paljunevad risoomi ja seemnetega. Tavaline kuivade ja valgusrikaste kasvukohtade isend (Leht et al. 2007).

2.2 Potikatsse ülesehitus

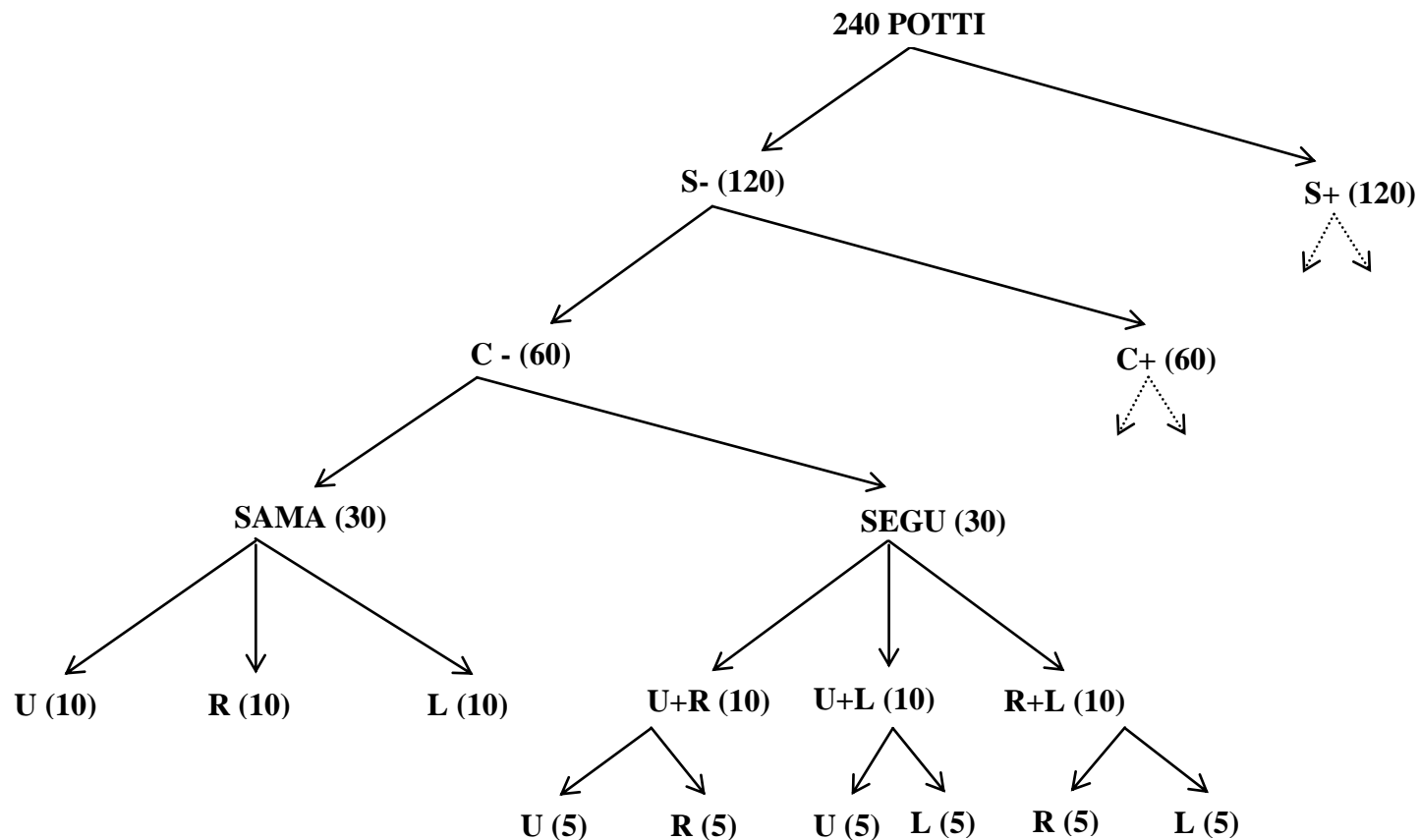
Potikatses kasvatati kunstlikke idandi staadiumis istutatud liikide segusid (kunstlikke kooslusi). Igas potis oli esindatud kaheksa loopealse liiki, iga liik sealjuures kahe isendiga. Vastavalt töötamise tüübile (sama- või segukooslus, vt. allpool) kasvasid koos kas ühtse päritoluga 16 isendit või siis 16 isendit kahest erinevast kooslusest. Istutamine kestis nädal aega. Järgneva kuu jooksul surnud isendid asendati sama liigiga või koosluse kaaslasega. Asendati sama liigiga ja samast kooslusest juhul, kui oli idaneid. Sama liigi idandite puudumisel asendati puuduv isend samast kooslusest pärit teise liigi esindajaga, millel oli idandeid ning mis oli eluvormilt sarnane puuduva isendile. Sellega seoses toimus pottides liikide arvu muutus ning võis tulla teatud liigi ülekaal. Kuna antud katses oli oluline võrrelda isendite reageerimist oma naabrile vastavalt selle genotüübi päritolust, siis see ei muutnud katseskeemi. Istutamisel paigutati taimed potis juhuslikult nii, et taim ei satuks poti servale lähemale kui 3 cm ja taimed ei satuks teineteisele lähemale kui 2 cm. Taimede asukoht potis genereeriti enne katse alustamist juhuslike arvude generaatoriga, kasutades tarkvarapaketti R (R Core Team 2012). Juhuslikustatud istutusskeem trükiti A4 paberile ja enne istutust tähistati eri liiki ja päritolu taimede asukohad potis puutikkudega, mis kandsid liigiomaseid ning asukohaomaseid värvikoode.

Katses kombineeriti faktoriaalselt kolme eksperimentaalset töötlust (Joonis 1), millest igaühes oli kaks taset:

- a) KOOSLUS -- ühes potis olid liigikaaslasteks kas ühest ja samast kooslusest pärit isendid (edaspidi „samakooslus“) või, siis kahest erinevast kooslusest pärit isendid (edaspidi „segukooslus“);
- b) SÖETAMINE -- aktiveeritud söe lisamine mulda, et uurida juureeritiste rolli taimede vahelistes interaktsioonides (lisati või jäeti lisamata);
- c) STERILISEERIMINE -- mulla steriliseerimine gammakiirgusega mikroobide rolli selgitamiseks interaktsioonide vahendajana (kogu muld algselt steriliseeriti ja seejärel lisati potti kas steriliseerimata või steriliseeritud inokulaat e. väike kogus mulda, mis pärines ühest päritolukooslusest). Juhul, kui oli tegemist segukooslusega ja steriliseerimata töötlusega lisati viide potti ühe päritolukoosluse inokulaat ning viide potti teise päritolukoosluse inokulaat (vt täpsemalt allpool).

Eksperimentaalsete töötluste kombinatsioonide arv oli seega $2*2*2=8$. Igas töötluste kombinatsioonis oli 10 kordust.

Kogutud taimeliikide seemned külvati 2012. aasta mai lõpus kasvukohtade kaupa steriilsesse kvartšliiva. Juuni alguses istutati idandid ümber 3,5 liitristesse (diameeter 19 cm ja kõrgus 14,5 cm) pottidesse. Taimed kasvasid mullasegus, mis oli kokku segatud liivast ja loopealse mullast (suhtega 1:2). Muld oli toodud Tallinna külje alt loopealselt. Samakoosluse töötluses



Joonis 1. Katse skeem, kus on näidatud töötluste jaotumine ja sulgudes korduste arv. S+ tähistab steriliseerimist ja S- steriliseerimata töötlust. C+ tähistab aktiivsöe lisamist ja C- söeta töötlust. U tähistab Uisut, R tähistab Ridalat ja L tähistab Limu. Katkendjoonega on tähistatud töötluste dihhotoomset jaotumist sarnaselt näidatud osaga.

oli oluline sarnane toitainetesisaldus taimede looduslikule kasvukohale. Samas vältimaks mullasegus olevate võõraste mikroorganismide mõju steriliseeriti kogu muld 15 kGy gammakiirgusega. Juureeritiste mõju eemaldamiseks kasutati aktiivsõe pulbrit, millel on omadus mullast adsorbeerida orgaanilisi ühendeid (Mahall & Callaway 1992, Ridenour & Callaway 2001). Kogu mulla kogusest poolele lisati aktiivsõe pulbrit (suhtega 1:420; Compo, Münster, Saksamaa). Seemned ja inokuleerimiseks kasutatud muld koguti samast asukohast. Mikroobidega nakatamiseks segati potti 200 g steriliseerimata mulda, et ühe koosluse taimed saaksid kasvada koos looduslike mikroorganismidega. Vältimaks võimalike toitainete erinevusi töötluste vahel, lisati steriliseeritud töötluste pottidesse 200 g steriliseeritud loodusliku mulda, mis pärines samast kooslusest.

Taimed kasvasid avatud katseväljakul. Nooremas staadiumis tugeva tuule ning vihma eest kaitsmiseks asetati potid katteloori ja kile alla. Kastmas käidi vastavalt ilmastikuoludele. Iga kuu aja tagant juhuslikustati pottide asukohta, et vältida mikrokliimaatilisi kasvutingimuste erinevusi.

2.3 Mõõtmised

Kasvuperioodi lõpus (septembris) ühe nädala jooksul lõigati taimede maapealsed osad ca 1 cm kõrguselt mullapinnast ja sorteeriti liikide kaupa eraldi ümbrikutesse. Taimi kuivatati 48 tundi 75° C juures kuivatuskapis. Kõik isendid kaaluti eraldi kolme kuu jooksul 0,0001 g täpsusega.

2.4 Andmeanalüüs

Antud katses arvutati koosluste produktiivsuse ja struktuuri kirjeldamiseks liigirikkus, biomass, ja ühtluse indeksid. Eelmainitud tunnused naturaalogaritmiti, et nad oleksid omavahel võrreldavad ning need tunnused arvutati iga poti jaoks eraldi. Diversiteedi mõõtmiseks kasutati Hilli perekonna indekseid N_a (Hill 1973). Selle alusel N_a jaguneb erineva tundlikusega indeksiteks ning a suurenedes tundlikus haruldaste liikide suhtes väheneb ehk suurem kaal on antud ohtramatele liikidele (Alatalo 1981). N_0 on liigirikkus ehk kõikide liikide arv koosluses. N_1 on antilogaritmiline Shannon'i entroopia indeks, mida antud töös kasutatakse vaid ühtluse arvutamisel (joonis 2), kuid mis annab suurema kaalu ohtramatele liikidele kui N_0 .

$$N_1 = \exp\left(-\sum_{i=1}^s p_i \ln p_i\right) = \exp(H')$$

Joonis 2. Joonisel on Hilli perekonna diversiteediindeks N_1 . S tähistab liigirikkust ja p_i tähistab proportsionaalset koosluse biomassi i -ndas liigis.

N_2 on pöördvõrdeline Simpsoni indeks (joonis 3), kus antakse suurem kaal väga ohtratele liikidele (Hill 1973, Alatalo 1981). Seda on soovitatud kasutada kuna antud indeks on kõige tuimem haruldaste liikide suhtes, mis võivad juhuslikult valimist välja jääda (Routledge 1979, Alatalo 1981).

$$N_2 = \frac{1}{\lambda} = \frac{1}{\sum_{i=1}^s p_i^2}$$

Joonis 3. Joonisel on Hilli perekonna diversiteediindeks N_2 . S tähistab liigirikkust ja p_i tähistab proportsionaalset koosluse biomassi i -ndas liigis. λ on Simpsoni dominantsusindeks.

Ühtluse arvutamiseks kasutati Hilli perekonna diversiteediindeksite tuletist. $F_{2.1}$ on modifitseeritud Simpsoni ja Shannoni diversiteediindeksitest (Joonis 4). Ühtlus kirjeldab, kuidas koosluses on biomassid jagunenud liikide vahel. Antud ühtluseindeks on kõige objektiivsem kuna on tuim haruldaste liikide suhtes. Alatalo (1981) viitab, et seda indeksit on kõige parem kasutada madala liigirikkuse ja diversiteedi puhul.

$$F_{2.1} = \left(\frac{N_2 - 1}{N_1 - 1}\right)$$

Joonis 4. Joonisel on ühtluseindeks, mis on tuletatud Simpsoni (N_2) ja Shannoni (N_1) diversiteedi indeksitest.

Antud uurimustöös võeti sõltuvaks muutujaks logaritmitud liigirikkus ja biomass ning ühtluse indeks. Iga tunnuse puhul kasutati sõltumatute muutujatena a) koosluse tüüpi (sama- või segukooslus); b) juureeritiste mõju (aktiveeritud söeta või söega); c) mulla mikroorganismide mõju (steriliseerimata või steriliseeritud). Sõltumatute muutujate mõju leidmiseks sõltuvatele muutujatele kasutati ANOVA (type II) mudelit. Kasutati paketti *car* (Fox & Weisberg 2011).

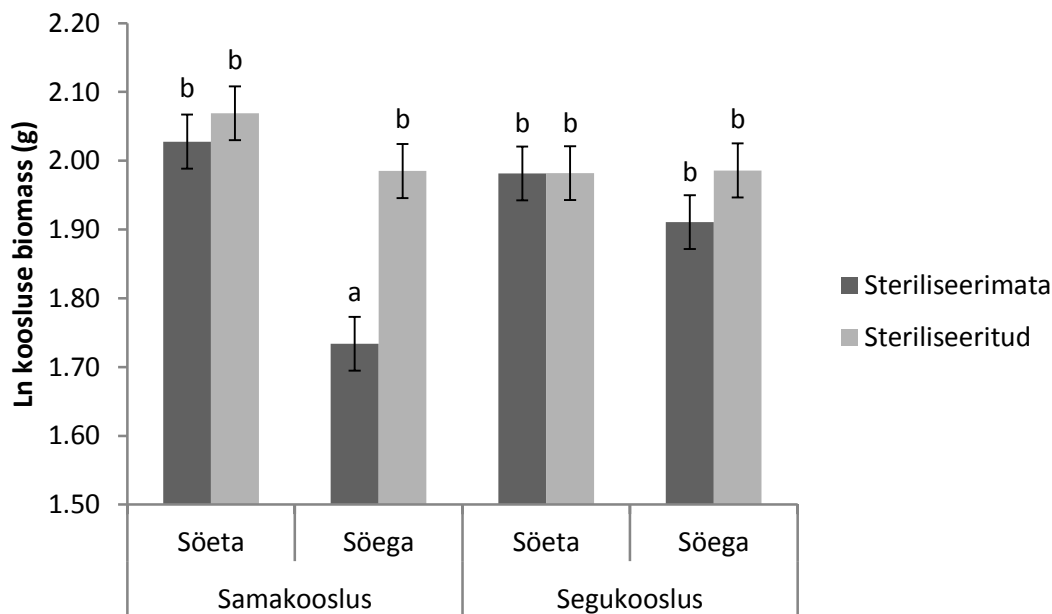
Leidmaks sõltumatute muutujate tasemete vahelisi erinevusi sooritati *Tukey Post-hoc* analüüs. *Tukey* test tegi ANOVA tulemuste võrdlemise läbi kõikvõimalike tasemepaaride. Antud uurimustöös esitatud joonised on tehtud *Tukey* testiga. *Post-hoc* analüüsimisel kasutati *multcomp* (Hothorn et al. 2008) paketti.

Kõik analüüsid teostatistatistika programmiga R 2.15.2 (R Core Team 2012).

3. Tulemused

3.1. Töötluste mõju taimekooslusele maapealsele produktiivsusele

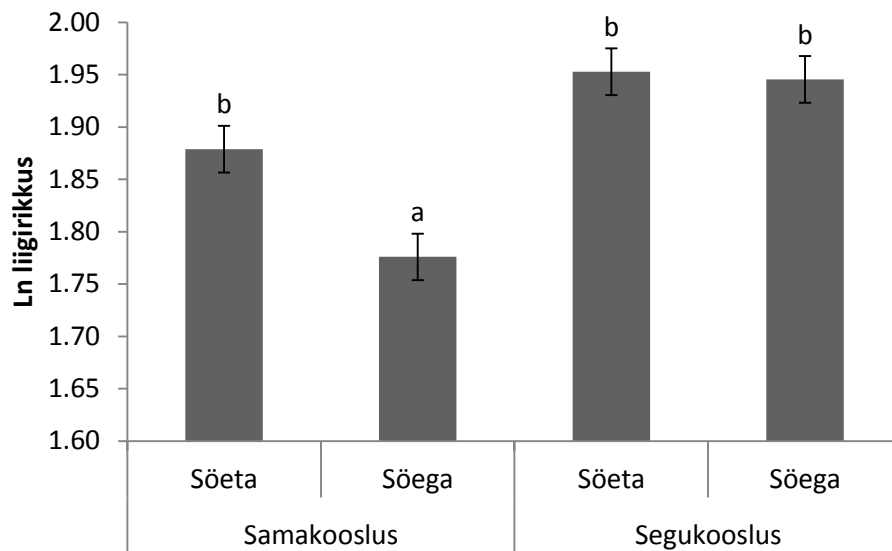
Naturaallogaritmitud biomassi puhul osutus oluliseks koosluse ja aktiivsöe koosmõju (Tabel 1; Joonis 5). Samakoosluse töötlustes (genotüübid pärinevad samast asukohast) oli aktiivsöe lisamisel mulda koosluse produktiivsust vähendav mõju. Segukoosluse puhul (genotüübid pärinevad kahest erinevast asukohast) puudus aktiivsöel oluline mõju. Oluline koosmõju saadi ka aktiivsöe ja steriliseerimise töötluste vahel (Tabel 1; Joonis 5). Steriliseerimata mullaga töötlustes omas aktiivsöe lisamine negatiivset mõju taimekoosluse produktiivsusele. Steriilses mullas aga aktiivsöe mõju produktiivsusele kadus. Produktiivsuse langus aktiivsöe lisamisel steriliseerimata töötlustes oli ulatuslikum samakoosluse puhul kui segukoosluse puhul, kuid kolmene interaktsioon töötluste vahel polnud statistiliselt oluline (Tabel 1; Joonis 5).



Joonis 5. Taimekoosluse kuivmassi muutumine erinevate töötluste piires. Näidatud keskmine ± 1 standardviga. Tulpade kohal olevad erinevad tähed viitavad olulisele ($p < 0,05$) erinevusele Tukey testi kohaselt.

3.2. Töötluste mõju taimekoosluse liigirikkusele

Liigirikkuse analüüsis tuli oluliseks koosluse ja aktiivsöe koosmõju (Tabel 1; Joonis 6). Samakoosluse töötlustes aktiivsöe lisamisel mulda koosluse liigirikkuses toimus oluline langus. Segukoosluses aga aktiivsöe lisamine liigirikkust oluliselt ei mõjutanud. Mulla steriliseerimine avaldas liigirikkusele negatiivset mõju ja olulisi interaktsioone teiste töötlustega ei esinenud (Tabel 1).



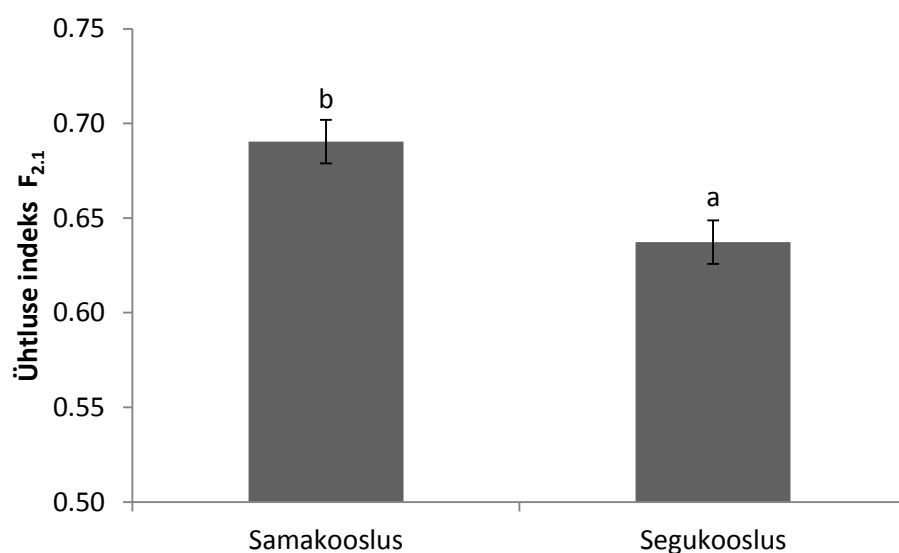
Joonis 6. Taimekoosluseliigirikkuse muutumine erinevate töötluste piires. Joonise selguse mõttes on välja jäetud steriliseerimise töötlus, kuna sellel puudus koosmõju ühegi teise töötlusega. Näidatud keskmine ± 1 standardviga. Tulpade kohal olevad erinevad tähed viitavad olulisele ($p < 0,05$) erinevusele Tukey testi kohaselt.

Tabel 1. Koosluse päritolu, aktiivsöe (C) ja steriliseerimise (S) mõju erinevatele kooslust iseloomustavatele tunnustele. Näidatud on faktoriaalse ANOVA tulemused. Sõltuvad muutujad on tabeli esimeses reas ning sõltumatud muutujad esimeses tulpas. Näidatud on vabadusastmete arv (Df), F statistikud ja nende statistiline olulisus (P). Paksu kirjaga on tähistatud statistiliselt olulised mõjud ($P < 0,05$).

	Df	Biomass		Liigirikkus		Diversiteet		Ühtlus	
		F	P	F	P	F	P	F	P
Kooslus	1	0.160	0.690	31.182	≤0.0001	0.009	0.927	10.740	0.001
C	1	16.113	≤0.0001	6.373	0.012	8.669	0.004	0.000	0.998
S	1	11.028	0.001	10.879	0.001	30.706	0.000	2.196	0.140
Kooslus*C	1	7.877	0.005	4.783	0.030	0.162	0.688	0.583	0.446
Kooslus*S	1	3.826	0.052	1.239	0.267	1.521	0.219	1.191	0.276
C*S	1	6.621	0.011	1.122	0.291	1.837	0.177	3.732	0.055
Kooslus*C*S	1	1.489	0.224	0.098	0.754	2.483	0.116	0.277	0.599
Jääk	232								

3.3. Töötluste mõju koosluse ühtlusele

Ühtluse analüüsimisel ei osutunud oluliseks ükski koosmõju. Samuti puudusid aktiivsöel ja steriliseerimisel nii koosmõjud kui ka peamõjud (Tabel 1). Ainuke oluline tulemus saadi koosluse peamõjust (Tabel 1; Joonis 7). Samakoosluses töötlustes oli ühtlus oluliselt suurem, kui segukoosluse töötlustes.



Joonis 7. Ühtluse indeksi $F_{2,1}$ muutumine erinevate töötluste piires. Näidatud on keskmine ± 1 standardviga. Tulpade kohal olevad erinevad tähed viitavad statistiliselt olulisele ($p < 0,05$) erinevusele.

4. Arutelu

Käesoleva töö eesmärk oli uurida taimede omavaheliste interaktsioonide rolli koosluse kujunemisele, s.t. selgitada, kuidas mõjutavad teatud tüüpi interaktsioonid või nende puudumine koosluse struktuuri olulisi parameetreid. Sessiilsuse tõttu võivad stabiilses koosluses taimede vahel tekkida vastastiku kohastumused ja sellest tulenevalt isendite vaheline konkurents muutuda. Seda on näidatud paljudes uurimustöodes invasiivsete liikidega, kus invandil kodukoosluses puudub konkurentne eelis (Thorpe et al. 2009). Sarnast olukorda on kirjeldanud ka liblikõieliste ja kõrreliste vahel (Turkington 1979), kus eelnevalt kooseksisteerinud isenditel oli koos kasvades suurem produktiivsus. Selle tulemuse põhjal on välja pakutud, et kas ühe liigi siseselt võib genotüüpide vahel tekkida biootiline spetsialiseerumine (Aarssen & Turkington 1985). Uurisime, kas pikka aega kooseksisteerinud liikidest moodustatud koosluses on taimevahelised suhted teistsugused kui kooslustes, kus kooseksisteerimine puudus. Selleks moodustasime pottidesse tehiskooslused, millega üritasime võrrelda pikaajalist ja väljakujunenud kooseksisteerimist uue, võõrastest genotüüpidest kokku pandud kuid liigiliselt koosseisult identse kooslusega.

Võrdlemiseks kasutame samakoosluse töötlust, kuhu pole lisatud aktiivsütt ja mille mulla inokulaat on steriliseerimata. See on töötlus, mis on sarnane looduses valitsevale olukorrale. Seda töötlust kasutasime nõ kontrollkooslusena, mille najal võrdlesime teisi töötlusi. Eeldasime, et aktiivsöel on juureeritisi adsorbereiv toime (Mahall & Callaway 1992, Zackrisson et al 1996, Ridenour & Callaway 2001, Berglund et al. 2004, Gundale & DeLuca 2007). Antud katses on arvestatud, et mullasegu steriliseerimine eemaldas sellest kõik varasemad elusorganismid ning inokulaadiga sai lisatud mullasegule mikroorganismide kooslused, mis on levinud ka looduslikus kasvukohas.

Kooslustes, mis olid moodustatud ühest asukohast pärinevatest genotüüpidest, oli aktiivsöel produktsiooni alandav mõju (Tabel 1; Joonis 5). Sellest saame järeldada, et juureeritistel on oluline mõju taimekasvule. Eeldavalt toimub taimede vahel kommunikatsioon ning see soodustab maapealsete osade kasvu ühe päritoluga taimede puhul. Genotüüpide äratundmist on näidatud ka varem, mis väljendus tuttavate genotüüpide puhul taimedesuurema produktiivsusega (Turkington 1979, Evans et al. 1985). Biedrzycki et al. (2010) on näidanud juureeritiste rolli genotüüpide äratundmisel.

Segukoosluses, kus kasvasid segamini erineva päritoluga genotüübid aktiivsöe lisamisel oluline mõju puudus: koosluse biomass ja liigirikkus ei reageerinud söetamisele (Joonis 5,

Joonis 6). Saab oletada, et segukoosluses, kus juureeritised pärinevad võõrastelt genotüüpidelt, ei toimu ära tundmist ning juureeritised ei mõjuta taimekasvu.

Koosluse maapealse biomassi puhul osutus statistiliselt oluliseks ka aktiivsöe ja steriliseerimis töötamise koosmõju (Tabel 1; Joonis 5). Juureeritiste adsorbeerimine aktiivsöe abil vähendas oluliselt taime kasvu steriliseerimata mullas, samas kui mulla steriliseerimisel taime kasvu ei muutunud. Sellest saab oletada, et juureeritised soodustavad taime kasvu läbi interaktsioonide mikroorganismidega. Võimalik, et mikroorganismid aitavad taimedel omastada toitaineid, kuid selleks on vajalik juureeritiste kohalolu. Ka varem on näidatud, et juureeritised võivad mängida olulist rolli taime ja mikroobide interaktsioonide vahendajana, näiteks seenpartneri (Broeckling et al. 2008) aga ka muud taksonoomilist päritolu partnerorganismide leidmisel (Bais et al. 2006).

Liigirikkus vähenes aktiivsöe tõttu kooslustes, kus genotüübid pärinesid ühest asukohast (Tabel 1; Joonis 6). Samas puudus statistiliselt oluline vahe segukooslustes. Nii nagu biomassi puhul, on juureeritiste mõju oluline liigirikkusele. Järelikult koevolutsioneerunud kooslustes juureeritised soodustavad kooseksisteerumist.

Koosluse ühtluse kujunemisel osutus oluliseks koosluse peamõju (Tabel 1; Joonis 7). Taime biomassi jaotus ühtlasemalt liikide vahel kui koosluse moodustasid genotüübid, mis pärinesid ühest asukohast. Erineva päritoluga genotüüpidest moodustatud koosluses jagunes biomassi ebaühtlasemalt liikide vahel ehk esinesid selgemalt välja kujunenud dominandid. Ressursside ebaühtlasemat lahknemist sõltuvalt genotüüpide päritolust on näidanud ka Parrish & Bazzaz (1976). Thorpe et al. (2011) viidates Turkingtoni (1979), kes väitis, et pikaajaline kooseksisteerimine võiks mõjutada interaktsioone koosluse komponentide vahel. Käesolevas töös leidsime sellele kinnituse.

Üleüldiselt on võimalik väita, et varasemalt kooseksisteerinud isenditel on omavahelised interaktsioonid oluliselt teistsugused kui isenditel, mis ei ole pikka aega kooseksisteerinud. Juureeritised soodustavad samakoosluses taimekasvu ja liigirikkust (Joonis 5, Joonis 6). Logaritmitud biomassi ja liigirikkus ning ühtluse indeks erinesid oluliselt omavahel olenevalt koosluse päritolust. Koosluse kaaslase äratundmist on näidatud mitmetes töödes (Parrish & Bazzaz 1976, Turkington 1979, Thorpe et al. 2009, Thorpe et al. 2011). Tundes naabrite genotüüpe, aitavad juureeritised omastada paremini toitaineid. Need tulemused toetavad Thorpe et al. (2011) seisukohta, et isendite omavahelised koosmõjud olenevad nende genotüüpide kooseksisteerimise ajaloost.

5. Kokkuvõte

Käesoleva uurimustöö eesmärk oli leida, kuidas kooseksisteerimine mõjutab taimedevahelisi interaktsioone genotüüpide vahel, mis pärinevad ühest asukohast või kahest erinevast asukohast. Selleks võrdlesime omavahel samakooslust ja segukooslust. Sealhulgas üritati leida juureeritiste ja mikroorganismide rolli nende interaktsioonide vahendajana. Töö uudsus seisneb taimedevaheliste interaktsioonide uurimises kasutades fokaalliikidena varem kooseksisteerinud isendeid. Lisaks kaasati katsesse juureeritised ja mikroorganismid, et uurida nende rolli interaktsioonide vahendajana.

Leiti, et kooseksisteerinud koosluses on taimekasvule oluline juureeritiste olemasolu. Juureeritiste puudumisel oli taimede biomass väiksem. Segukoosluse, kus on kahe erineva päritoluga genotüübid, puudub juureeritistel statistiliselt oluline mõju. Samuti interakteerusid omavahel steriliseerimise ja aktiivsöe töötlusted, kui oli tegu ühe päritolu genotüüpidega. See, et samakoosluse töötlustes tulid statistiliselt oluliseks interaktsioonid juureeritiste ja mikroorganismide vahel ning segutöötlustes ei tulnud, näitab, et taimedevahelised interaktsioonid sõltuvad kooseksisteerimisest.

Liigirikkuse puhul leiti interaktsioon aktiivsöe ja koosluse töötluste vahel. Nii nagu biomassi puhul, kooseksisteerinud liikidel juureeritised soodustavad suuremat liigirikkust. Samas puudus erineva päritoluga genotüüpidest moodustatud koosluses statistiliselt oluline vahe aktiivsöe töötlustel. Saame väita, et kooseksisteerinud liikide vahel on juureeritistel erinev mõju liigirikkusele, kui uutest genotüüpidest moodustatud koosluses.

Koosluse ühtluse arvutamisel statistiliselt olulisi interaktsioone eri töötluste vahel ei täheldatud. Kuid leiti, biomass jagunes ühtlasemalt liikide vahel, kui koosluse moodustasid kooseksisteerinud taimed. Samas oli koosluse ühtlus väiksem, kui selle moodustasid genotüübid kahest erinevast asukohast.

Uurimustöös selgus, et kooseksisteerimine mõjutab taimedevahelisi interaktsioone ning mikroorganismidel ja juureeritistel on oluline roll nende interaktsioonide vahendajana.

Summary

Coevolution of competing plant species as a driver of alvar grassland plant community structure

Research on invasive plants has shown that the success of invasive species often stems from the lack of co-evolution between the invader and biotic components of the community that is invaded. The function of root exudates and microbial communities can all be affected by the existence or lack of common evolutionary history between interacting plants. While processes driving invasions across continents have been extensively studied, very little is known about the importance of co-evolution for interactions between native co-existing species at the local scale.

The aim of this study was to examine how history of long-term co-existence influences interactions between native plants within a single geographical region and to determine the function of root exudates and microbes as mediators of these interactions. Seeds of eight species from three calcareous grasslands were collected. All three communities have a long (ca 200 yrs) history of management as pastures and are separated from each other by 35-150 km.

Seeds of eight species from three Estonian calcareous (alvar) grasslands were collected: *Campanula rotundifolia*, *Carex flacca*, *Festuca ovina*, *Galium verum*, *Hypericum perforatum*, *Inula salicina*, *Leontodon hispidus*, *Pilosella officinarum*.

The experiment combined three treatments: 1) To establish the effect of possible co-evolution between co-existing species, species mixtures were established, combining seeds originating from the same community or from two different communities. In the ‘same community’ treatment, 16 seedlings all originating from a single location (two individuals of each of the eight species) were planted together. In the ‘mixed community’ treatment, eight seedlings (one of each of the eight species) originating from one community were combined with eight seedlings from another location. All pairwise combinations of the three study communities were assembled. 2) To investigate the role of exudates, activated carbon powder was added to half of the pots with the aim of adsorbing organic root exudates from the soil. 3) To examine the role of soil microbes, all soil was sterilized with gamma radiation and was inoculated with

either local soil biota in the 'same community' treatment or inoculated with soil biota that was only familiar to half of the plants in the 'mixed community' treatment.

At the end of the growing season, the aboveground biomass of each individual was harvested separately, to assess the effects of different treatments on community productivity, species abundances and community evenness.

In communities assembled from genotypes originating from the same location, the addition of activated carbon significantly reduced community productivity in the soil inoculated with microbiota but had no effect in sterilised soil. If the effect of activated carbon was due to adsorption of organic root exudates, this result suggests that root exudates promote productivity in co-evolved plant communities and that this effect is mediated by soil microbes. In communities assembled from genotypes originating from two different locations (mixed community), no significant effect of activated carbon on productivity was observed, suggesting that exudates were not an important factor in determining productivity in such assemblages.

The effect of activated carbon on species richness also varied depending on community type. Activated carbon addition significantly reduced species richness in assemblages of genotypes originating from the same community, but had no significant effect on species richness in mixed communities. This suggests that root exudates may promote species co-existence in co-evolved communities.

Community evenness was also affected by the community treatment but no significant interactions with activated carbon and soil sterilisation treatments were observed. Plant biomass was distributed more evenly between species when the community was assembled from genotypes originating from the same location than genotypes originating from two different locations.

Tänuõnad

Täna väga oma juhendajaid Marina Semtšenkot ja Kristjan Zobelit. Lisaks soovin tänada oma töörühma liikmeid: Sirgi Saart, Anu Lepikut, Anette Seppa, Maria Abakumovat, Rein Kalameest, Kersti Püssat, Merilin Saarmat, Marge Thetloff, Qiaoying Zhang ja Tõnu Raitviirt.

Uurimisprojekti finantseeris Tartu Ülikool (0119) ja Eesti Teadusfond (9269).

Kasutatud kirjandus

- Aarssen, L. W. & R. Turkington. 1985. Biotic specialization between neighbouring genotypes in *Lolium perenne* and *Trifolium repens* from a permanent pasture. *Journal of Ecology*, 73:605-614.
- Alatalo, R. V. 1981. Problems in the measurement of evenness in ecology. *Oikos*, 37:199-204.
- Alsos, I. G., S. Spjelkavik & T. Engelskjøn. 2003. Seed bank size and composition of *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum*, and *Campanula rotundifolia* habitats in Svalbard and northern Norway. *Canadian Journal of Botany*, 81:220-231.
- Bais, H. P., T. L. Weir, L. G. Perry, S. Gilroy & J. M. Vivanco. 2006. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *The Annual Review of Plant Biology*, 57:233-266.
- Berglund, L. M., T. H. DeLuca & O. Zackrisson. 2004. Activated carbon amendments to soil alters nitrification rates in Scots pine forests. *Soil Biology & Biochemistry*, 36:2067-2073.
- Bertin, C., X. Yang & L. A. Weston. 2003. The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere. *Plant and soil*, 256:67-83.
- Biedrzycki, M. L., T. Jilany, S. A. Dudley & H. P. Bais. 2010. Root exudates mediate kin recognition in plants. *Communicative & integrative biology*, 3:28-35.
- Biolflor Database. [www.biolflor.de]
- Broeckling, C. D., A. K. Broz, J. Bergelson, D. K. Manter & J. M. Vivanco. 2008. Root exudates regulate soil fungal community composition and diversity. *Applied and environmental microbiology*, 74:738-744.
- Callaway, R. M. & W. M. Ridenour. 2004. Novel weapons: a biochemically based hypothesis for invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2:436-443.
- Evans, D. R., J. Hill, T. A. Williams & I. Rhodes. 1985. Effects of coexistence on the performance of white clover-perennial ryegrass mixtures. *Oecologia*, 66:536-539.

- Falik, O., P. Reides, M. Gershani & A. Novoplansky. 2003.** Self/non-self discrimination in roots. *Journal of Ecology*, 91:525–531.
- Falik, O., P. Reides, M. Gershani & A. Novoplansky. 2005.** Root navigation by self inhibition. *Plant, Cell and Environment*, 28:562–569.
- Falik, O., Y. Mordoch, L. Quansah, A. Fait & A. Novoplansky. 2011.** Rumor has it...: relay communication of stress cues in plants. *PLoS ONE*, 6(11):e23625.
- Fox, J. & S. Weisberg. 2011.** An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage. URL: <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>
- Gershani, M., Z. Abramsky & O. Falik. 1998.** Density-dependent habitat selection in plants. *Evolutionary Ecology*, 12:223–234.
- Gershani, M., J. S. Brown, E. E. O'Brien, G. M. Maina & Z. Abramsky. 2001.** Tragedy of the commons as a result of root competition. *Journal of Ecology*, 89:660–669.
- Gleason, H. A. 1926.** The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53:7–27.
- Gundale, M. J. & T. H. DeLuca. 2007.** Charcoal effects on soil solution chemistry and growth of *Koeleria macrantha* in the ponderosa pine/Douglas-fir ecosystem. *Biology and Fertility of Soils*, 43:303–311.
- Hardin, G. 1968.** The tragedy of the commons. *Science*, 162:1243–1248.
- Hill, M. O. 1973.** Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54:427–432.
- Holzapfel, C. & P. Alpert. 2003.** Root cooperation in a clonal plant: connected strawberries segregate roots. *Oecologia*, 134:72–77.
- Hothorn, T., F. Bretz & P. Westfall. 2008.** Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal*, 50:346–363.
- Inderjit & S. O. Duke. 2003.** Ecophysiological aspects of allelopathy. *Planta*, 217:529–539.

- Kalamees, R., K. Püssa, K. Zobel & M. Zobel. 2012.** Restoration potential of the persistent soil seed bank in successional calcareous (alvar) grasslands in Estonia. *Applied Vegetation Science*, 15:208-218.
- Kull, K. & M. Zobel. 1991.** High species richness in an Estonian wooded Meadow. *Journal of Vegetation Science*, 2:715-718.
- Leht, M. (toimetaja). 2007.** Eesti taimede määraja. Eesti Loodusfoto, Tartu.
- Lortie, C. J., R. W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, R. Michalet, F. I. Pugnaire & R. M. Callaway. 2004.** Rethinking plant community theory. *OIKOS*, 107:2.
- Maina, G. G., J. S. Brown & M. Gersani. 2002.** Intra-plant versus inter-plant root competition in beans: avoidance, resource matching or tragedy of the commons. *Plant Ecology*, 160:235–247.
- Mahall, B. E. & R. M. Callaway. 1992.** Root communication mechanisms and intracommunity distributions of two Mojave desert shrubs. *Ecology*, 73:2145-2151.
- Mahall, B. E., & R. M. Callaway. 1996.** Effects of regional origin and genotype on intraspecific root communication in the desert shrub *Ambrosia dumosa* (Asteraceae). *American journal of botany*, 83:93-98.
- Mangla S., Inderjit & R. M. Callaway. 2008.** Exotic invasive plant accumulates native soil pathogens which inhibit native plants. *Journal of Ecology*, 96: 58-67.
- Martin, M. M. & Harding J. 1981.** Evidence for the evolution of competition between two species of annual plants. *Evolution*, 35:975-987.
- Parrish, J. A. D. & F. A. Bazzaz. 1976.** Underground niche separation in successional plants. *Ecology*, 57:1281-1288.
- R Core Team. 2012.** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Rabotnov, T. A. 1981.** Importance of the evolutionary approach to the study of allelopathy. *Soviet Journal of Ecology*, 3:5–8.

- Ridenour, W. M. & R. M. Callaway. 2001.** The relative importance of allelopathy in interference: The effects of an invasive weed on a native bunchgrass. *Oecologia*, 126:444-450.
- Routledge, R. D. 1979.** Diversity indices: Which ones are admissible? *Journal of Theoretical Biology*, 76:503-515.
- Semchenko, M., M. J. Hutchings & E. A. John. 2007.** Challenging the tragedy of the commons in root competition: confounding effects of neighbour presence and substrate volume. *Journal of Ecology*, 95: 252–260.
- Thorpe, A. S., G. C. Thelen, A. Diaconu & R. M. Callaway. 2009.** Root exudate is allelopathic in invaded community but not in native community: field evidence for the novel weapons hypothesis. *Journal of Ecology*, 97:641-645.
- Thorpe, A. S., E. T. Aschehoug, D. Z. Atwater & R. M. Callaway. 2011.** Interactions among plants and evolution. *Journal of Ecology*, 99: 729-740.
- Turkington, R. 1979.** Neighbour relationships in grass – legume communities. IV. Fine-scale biotic differentiation. *Canadian Journal of Botany*, 57: 2711–2716.
- Verpoorte, R., R. van der Heijden & J. Memelink. 2000.** Engineering the plant cell factory for secondary metabolite production. *Transgenic Research*, 9:323-343.
- Weir, T. L., S.-W. Park & J. M. Vivanco. 2004.** Biochemical and physiological mechanisms mediated by allelochemicals. *Current Opinion in Plant Biology*, 7: 472–479.
- Zackrisson, O., M.-C. Nilsson & D.A. Wardle. 1996.** Key ecological function of charcoal from wildfire in the boreal borest. *Oikos*, 77: 10-19.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina _____ Siim Nettan _____
(*autori nimi*)
(sünnikuupäev: _____ 13.09.1985 _____)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose
_____ Konkurentide vahelise koevolutsiooni roll loopealsete koosluste struktuuri
kujunemisel _____,
(*lõputöö pealkiri*)

mille juhendaja on _____ prof. Kristjan Zobel ja PhD Marina Semtšenko _____,
(*juhendaja nimi*)

- 1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
- 1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus/Tallinnas/Narvas/Pärnus/Viljandis, _____ 28.05.2013 _____ (*kuupäev*)